Studien an gynandromorphen Schmetterlingsbastarden

aus der Kreuzung von Lymantria dispar L. mit japonica Motsch

mit einer Übersicht über Ursachen und Interpretation der Gynandromorphie bei Arthropoden überhaupt.

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde vorgelegt einer hohen philosophischen Fakultät II. Sektion der Ludwig-Maximilians-Universität zu München

von

Hermann Poppelbaum

aus Frankfurt a. M.

Tag der mündlichen Prüfung: 11. Juli 1913

Hergestellt in Frankfurt a. M. im Jahre 1913

Studien an gynandromorphen Schmetterlingsbastarden

aus der Kreuzung von Lymantria dispar L. mit japonica Motsch

mit einer Übersicht über Ursachen und Interpretation der Gynandromorphie bei Arthropoden überhaupt.

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde vorgelegt einer hohen philosophischen Fakultät II. Sektion der Ludwig-Maximilians-Universität zu München

von

Hermann Poppelbaum

aus Frankfurt a. M.

ACAD. LUGD. BAT. BIBL.

Tag der mündlichen Prüfung: 11. Juli 1913

Hergestellt in Frankfurt a. M. im Jahre 1913

Referent: *Geheimrat Prof. Dr. v. Hertwig.*

Meinem Vater.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41548308_0080

Inhaltsübersicht.

I. Einleitung . . . . . Seite 7
II. Material und Methoden . . . . . „ 8
III. Ergebnisse der Untersuchung . . . . . „ 8
1. Die Flügel . . . . . „ 9
a) Größe, Form, Farbe und Zeichnung . . . . . „ 9
b) Flügelschuppen . . . . . „ 10
2. Die Antennen . . . . . „ 12
3. Die Keimdrüsen . . . . . „ 16
4. Die Geschlechtswege . . . . . „ 19
5. Die äußeren Genitalien . . . . . „ 20
6. Verschiedenes . . . . . „ 24
IV. Übersicht im Hinblick auf die Frage der Korrelation . . . . . „ 24
V. Ursachen der Gynandromorphie . . . . . „ 29
VI. Die Typen von Gynandromorphen und ihre Interpretation . . . . . „ 34

I. Einleitung.

Für die in den letzten Jahren so vielfach erörterten Probleme der Geschlechtsvererbung und Geschlechtsdifferenzierung besitzt die Erscheinung der Gynandromorphie eine große Bedeutung, denn das Studium der Art und Weise, wie bei dieser Anomalie männliche und weibliche Merkmale an demselben Individuum gemischt auftreten, ist im Stande, auf Zusammensetzung und Wirkungsweise des Geschlechtsfaktorenkomplexes Licht zu werfen.

Bei der Kreuzung unseres einheimischen Schwammspinners Lymantria dispar L. mit seiner größeren Varietät japonica Motsch treten Gynandromorphe mit solcher Gesetzmäßigkeit auf, daß es GOLDSCHMIDT gelang, an diesem Objekt das erbliche Verhalten der Geschlechtscharaktere zu analysieren und daraus eine allgemeine Formel für die Geschlechtsvererbung überhaupt abzuleiten. Auch für eine morphologische Untersuchung der Gynandromorphen ist dieses Objekt wegen des stark ausgeprägten Geschlechtsdimorphismus besonders geeignet, und GOLDSCHMIDT hat auch bereits das Studium der wichtigsten Organe in Angriff genommen.

Die Aufgabe der vorliegenden Untersuchung war es nun, diese Angaben zu ergänzen und das Verhalten einiger Organe in Betracht zu ziehen, die bisher noch nicht berücksichtigt worden waren, zum Beispiel Keimdrüsen und Geschlechtswege. Hierdurch wurde es ermöglicht, die Frage der Korrelation der Geschlechtscharaktere untereinander ausführlicher zu erörtern, was sich umsomehr empfahl, als GOLDSCHMIDT's Darstellung von anderer Seite kritisiert worden war (STECHE). Den Schluß bildet eine Zusammenstellung der bisher bekannt gewordenen Ursachen der Gynandromorphie sowie eine Uebersicht über die Erklärungsversuche dieser Erscheinung.

Die Arbeit wurde im zoologischen Institut der Universität München ausgeführt, dessen Direktor, Herrn Geheimrat v. Hertwig, ich für sein liebenswürdiges Interesse meinen herzlichen Dank ausspreche. Besonderer Dank gebührt Herrn Professor Goldschmidt, sowohl für die Anteilnahme am Fortschreiten der Untersuchung wie für die stete Anregung, die er dabei gab, besonders aber auch für die Freigebigkeit, mit der er mir einen großen Teil seines früheren Untersuchungsmaterials zu erneuter Prüfung zur Verfügung stellte.

II. Material und Methoden.

Das lebende Material entstammte Kulturen aus dem Nachlaß des Entomologen BRAKE, die mir Herr Prof. Goldschmidt zur Aufzucht überließ. Da diese aber nur schwach gynandromorphe Weibchen lieferten, bot das teils fixierte, teils getrocknete Material, das Herr Prof. Goldschmidt aus den eigenen Zuchten noch besaß, eine wichtige Ergänzung*); es waren in Formol konservierte Abdomina stark gynandromorpher Weibchen und eine große Anzahl fertig präparierter Kopulationsapparate und Antennen. Glücklicherweise lieferte eine gekaufte Bastardkultur unbekannter Zusammensetzung auch noch eine Anzahl gynandromorpher Männchen, deren Gonaden auf verschiedenen Entwicklungsstufen studiert werden konnten.

Die Flügel und Flügelschuppen wurden trocken untersucht, die Antennen nach Aufhellung in Nelkenöl, die Kopulationsapparate desgleichen, nach vorausgegangener Mazerierung in Kalilauge. Zur Fixierung der Gehirne, Keimdrüsen und Geschlechtswege dienten die Gemische von ZENKER, PERÉNYI, FLEMMING und CARNOY; zur Schnittfärbung wurde neben Eisenhämatoxylin namentlich EHRLICH's Hämatoxylin benutzt, als Plasmafarbe wurde meist Eosin angewandt; für die Färbung von Schnitten durch reife Ovarien mit ihren dotterreichen Eiern erwies sich auch die Doppelfärbung Safranin-Lichtgrün als geeignet.

III. Ergebnisse der Untersuchung.

Bei Schmetterlingen sind die überwiegende Mehrzahl der beschriebenen Gynandromorphen dem inneren Bau nach *weiblichen* Geschlechts; nur vom Schwammspinner sind auch gynandromorphe *Männchen* erhalten worden. Beide Sorten treten unter ganz verschiedenen Bedingungen auf. Bei der Kreuzung eines japonica ♂ mit einem dispar ♀ entstehen neben normalen Männchen ausschließlich gynandromorphe *Weibchen;* auch bei Bastardierung der Hybriden untereinander oder bei der Rückkreuzung mit den Stammarten erhält man nur gynandromorphe Weibchen in verschiedenem Prozentsatz, wie BRAKE und GOLDSCHMIDT darlegten. Gynandromorphe *Männchen* treten nur auf, wenn Bastardierung und

*) Die BRAKE'sche Sammlung war vom zoologischen Institut der Universität München erworben worden. Auch hiervon wurden einige Exemplare zum Studium der Hartteile herangezogen.

Inzucht kombiniert werden; die Frage, in welcher Weise diese beiden Einflüsse zu gleichzeitiger Wirkung gebracht werden können, vermochte GOLDSCHMIDT 1912 noch nicht zu beantworten; jetzt wurde auch dieser Punkt geklärt, wovon demnächst berichtet werden soll. In allen Fällen des Auftretens gynandromorpher Männchen bleiben die Weibchen stets normal.

Außer in der Entstehungsweise unterscheiden sich weibliche und männliche Gynandromorphen auch morphologisch so bedeutend, daß von tatsächlichen Übergängen keine Rede sein kann. Wir werden im Laufe der folgenden Beschreibung erkennen, daß die Umstimmung nicht alle sekundären Geschlechtscharaktere zugleich erfaßt, daß sogar einige stets unverändert bleiben. Jedes gynandromorphe Tier verrät also bei genauerer Untersuchung unzweideutig seine Zugehörigkeit zu einem bestimmten Geschlecht. Es empfiehlt sich daher auch, bei der Betrachtung der einzelnen Charaktere männliche und weibliche Gynandromorphen getrennt zu besprechen.

1. Die Flügel.

a. Größe, Form, Farbe und Zeichnung.

Die Verschiedenheit der Flügel in Größe, Form und Farbe in beiden Geschlechtern ist sehr auffallend, während die Zeichnung im wesentlichen dieselbe ist, sodaß wir die Zahl und Ausprägung der Binden hier nicht berücksichtigen wollen, was sich schon der großen Variabilität wegen nicht empfiehlt. So hebt FEDERLEY große Unterschiede nach verschiedenen Lokalitäten hervor, verzeichnet ferner einige Abweichungen (zum Beispiel Verbreiterung des «Mittelschattens») als Folgen der in seinen Versuchen angewandten Temperatureinflüsse. Auch unter meinen Kulturen fand sich eine (Brake 7), in der alle Exemplare den bei FEDERLEY Tafel I Figg. 2 und 12 und bei KOSMINSKI (1909) Tafel 14 Figg. 6, 7 und 8 abgebildeten breiten Mittelschatten zeigten.

Die Größe und Form der Flügel und ihre Verschiedenheit in beiden Geschlechtern ist bekannt. Zusammen mit den verschiedenen Übergängen bei Gynandromorphen finden sie sich auf GOLDSCHMIDT's Tafel I abgebildet, sodaß es nicht nötig ist, sie im einzelnen zu beschreiben. Anders ist es mit der Besprechung der Flügelfarbe; hierüber ist folgendes nachzutragen. Die Grundfarbe ist beim dispar ♀ stets reinweiß, beim Männchen von dispar kann sie grau bis braun sein; beide Geschlechter von japonica unterscheiden sich von dispar durch ein Mehr an Pigment, wodurch die weiblichen Flügel gelblichweiß, die männlichen tiefbraun werden.

Daß die dunklere Färbung hier auf Verdunkelung jeder einzelnen Schuppe beruht, nicht etwa auf Mosaikbildung heller und dunkler Schuppen, zeigt sich unter dem Mikroskope deutlich. Desto auffälliger ist es, daß die *gynandromorphen Weibchen* zwei Gruppen bilden: Die schwach Gynandromorphen zeigen lediglich eine mehr oder weniger auffällige Zunahme des Pigments auf dem ganzen Flügel (vgl. GOLDSCHMIDT Tafel I Figur 5, 6, 15); erst bei stark Gynandromorphen treten Mosaikbildungen in der Flügelfarbe auf. Der größte Teil der Flügelfläche hat männliche Färbung angenommen, nur einzelne Streifen und Flecken sind weiß (GOLDSCHMIDT Tafel I Figur 8, 11, 12). Es ist auffallend, daß die Verdunkelung bei den schwach Gynandromorphen den ganzen Flügel betrifft, bei den stark Gynandromorphen nur einen Teil; wir stehen also vor der merkwürdigen Tatsache, daß bei stark männlicher Tendenz wieder rein weibliche Teile auftreten! Auch zwischen Form und Farbe der Flügel kann ein enger Zusammenhang nicht festgestellt werden: Sehr häufig sind die Flügel von weiblichem Schnitt und weiblicher Größe, trotzdem aber stark pigmentiert; ordnet man die Tiere einer Kultur nach Maßgabe der zunehmenden Verdunkelung der Flügel, so zeigt sich, daß an jeder Stelle der Reihe weibliche und männliche Gestalt der Flügel und alle Übergänge vorkommen können. Wir werden auf diese Tatsache unten noch eingehen.

Bei den *gynandromorphen Männchen* war keine deutliche Veränderung der Flügelform und -größe in weiblicher Richtung zu finden. Was die Färbung anlangt, so findet sich nie eine allgemeine Aufhellung, sondern immer nur Mosaikbildung; es ist wohl angebracht, diesen Unterschied gegenüber den gynandromorphen Weibchen hervorzuheben. Die einzelnen Phasen des allmählichen Überwiegens der weißen Flügelpartien über die dunklen, sind auf GOLDSCHMIDT's Tafel II abgebildet, zu der Erläuterungen überflüssig sind. Die Bänderung besteht bei diesem streckenweisen Ausfall des Grundpigments unverändert weiter.

b. Flügelschuppen.

Die Frage, ob in den Flügelschuppen des Schwammspinners sexuelle Unterschiede zu Tage treten, ist ganz verschieden beantwortet worden. FEDERLEY und KOSMINSKY bejahen sie, FRINGS verneint sie ausdrücklich.

Wenn wir von der Pigmentierung absehen, die im männlichen Geschlecht sehr stark ist, im weiblichen aber nahezu fehlt, so müssen wir allerdings feststellen, daß *durchgreifende* Unterschiede

in Größe, Gestalt und Bezahnung der Schuppen nicht zu erkennen sind. Zwar ist die Bezahnung beim männlichen Geschlecht im allgemeinen schwächer ausgeprägt als beim Weibchen, auch ist sie bei japonica in beiden Geschlechtern undeutlicher als bei dispar, allein diese Differenzen sind nicht so klar, daß man aus einzelnen abgelösten Schuppen auf ihre Herkunft schließen könnte. Wie Textfigur 1 a und b zeigt, finden sich vielmehr sowohl breite, kurze, mehrzähnige, wie auch schmale, lange, meist zweizähnige in beiden Geschlechtern. Ein deutlicher Unterschied ergibt sich aber bei Berücksichtigung der Verteilung: über den Flügelrippen und am Flügelrande sind zwar bei Männchen und Weibchen alle Schuppen

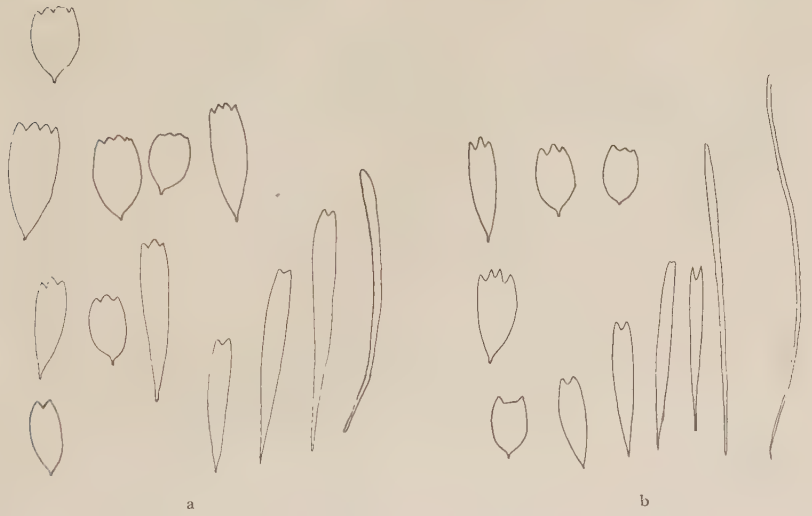

Fig. 1. Verschiedene Schuppenformen von L. japonica; a männliche, b weibliche.

stark verschmälert, faßt man aber bestimmte Stellen der Flügelfläche, so etwa die Mitte der Oberseite des Vorderflügels ins Auge, so findet man hier beim Männchen nur einheitlich breite Schuppen, während beim Weibchen die breiten Grundschuppen von schmalen, meist zweizähnigen Deckschuppen überragt werden. Im weiblichen Geschlecht sind also schmale und breite Schuppen auf der Flügelfläche überall gemischt, während die schmalen Schuppen beim Männchen auf die Flügelrippen und -ränder beschränkt sind. Dieser Unterschied tritt auch deutlich auf den Abbildungen von FEDERLEY und KOSMINSKY hervor. (FEDERLEY, Tafel 3, Figur 2 und 9, und KOSMINSKY 1911, Tafel 6, Fig. 1 und 2.)

Die Schuppen der *gynandromorphen* Weibchen sind in den meisten Fällen in der Form völlig weiblich geblieben, eine Ausnahme machen nur die stark gynandromorphen Mosaiktiere. Hier haben die Flügel die männliche Beschuppung angenommen, nur auf den kleineren weißen Flecken zeigen die Schuppen noch den typischen weiblichen Dimorphismus. Figur 1 auf Tafel I gibt eine solche Stelle mit ihrer nächsten Umgebung wieder. Hier sieht man ein Feld von dimorphen, pigmentlosen (weiblichen) Schuppen eingesprengt in die breiten, stumpfen, stark pigmentierten (männlichen) Schuppen. (Ein ähnliches Bild gibt TETENS auf seiner Tafelfigur 5 für Gonepteryx rhamni).

Von den *gynandromorphen* Männchen wurde schon oben betont, daß sie stets Mosaikbildungen auf den Flügeln besitzen. Vergrößern wir eine solche weiße Stelle stärker, so ergibt sich genau dasselbe Bild wie in Figur 1, Tafel I. Also auch hier ist eine strenge Scheidung von männlichen und weiblichen Teilen durchgeführt, und Übergänge fehlen.

2. Die Antennen.

In den Antennen findet sich bei normalen Tieren trotz einiger Fluktuation ein sehr ausgesprochener Geschlechtsdimorphismus, indem die Fühler beim Männchen stark gekämmt, beim Weibchen fadenförmig erscheinen. Wir wollen aber hier nur wenige Merkmale ins Auge fassen, die charakteristisch genug sind, um für die Antennen der Gynandromorphen die Aufstellung einer Reihe zu ermöglichen. Gliederzahl, Schaftdicke, Beschuppung, Pigmentierung, Zahl der Sinnesgruben (Sensilla basiconica*) u. s. w. sind zwar nicht vollständig gleich, doch sind die Unterschiede entweder zu gering oder auch nicht konstant genug. Im Folgenden berücksichtigen wir nur folgende Eigenschaften: Länge der Fiedern (auch das Verhältnis der proximalen zu den distalen), Länge der terminalen Sinnesborste (Sensillum chaeticum), Ausbildung des Sinneskegels (Sensillum styloconicum), endlich Zahl und Verteilung der Sinneshaare (Sensilla trichoidea).

Der *männliche Fühler* (Textfigur 2e) ist schwach pigmentiert und mit sehr langen Fiedern besetzt; die längsten finden sich etwa in der Mitte, während sie in der Nähe des Fühlerendes plötzlich sehr kurz werden. Sowohl die Innenseite des Schaftes wie auch sämtliche Fiedern sind so dicht mit Sinneshaaren besetzt, daß bei schwacher Vergrößerung der Eindruck eines Netzes entsteht. Die Spitze jedes Seitenästchens ist in einen schmalen, langen Sinneskegel

*) Nach O. SCHENK.

Fig. 2. Totalansicht der Antenne. a eines normalen Weibchens; b—d dreier gynandromorpher Weibchen mit steigender männl. Tendenz; e eines normalen Männchens.

ausgezogen, der an der Spitze ein ganz feines, kurzes Sinneshaar trägt. Etwas seitlich von diesem Kegel inseriert die Sinnesborste, die im proximalen Drittel der Antenne ihre größte Länge erreicht. Am distalen Ende jeder Fieder finden sich gegen zwanzig Sinnesgruben. Der Schaft ist am Hinterrand und an den Seitenrändern gleichmäßig hell beschuppt.

Der *weibliche Fühler* (Textfigur 2a) unterscheidet sich von den männlichen durch stärkere Pigmentierung; die Fiedern sind wesentlich kürzer als im männlichen Geschlecht, etwa den achten Teil; die längsten finden sich erst in der Nähe des Fühlerendes. Die Sinneshaare sind verkümmert und überaus spärlich, etwa 1/200 der männlichen Anzahl; der terminale Sinneskegel ist kurz und gedrungen, die Sinnesborste hat nur 1/4 der männlichen Länge; der Schaft ist etwas dichter und dunkler als beim Männchen beschuppt.

Die *gynandromorphen Weibchen* zeigen alle Übergänge zwischen einem rein weiblichen und einem ausgesprochen männlichen Fühler. GOLDSCHMIDT (S. 14) sagt: «Was den äußeren Habitus anbetrifft, so ist der Eindruck immer ein männlicher, indem die Fühler nie fadenförmig, stets gefiedert erscheinen . . ., daß also das Mittel stark nach der männlichen Seite verschoben ist» und S. 30: «Die Fühler . . . stärker als alle anderen Charaktere zur Männlichkeit tendieren». Mir lag nun eine große Anzahl von Schwachgynandromorphen vor, die völlig weibliche Fühler hatten, und es ließ sich daran eine Reihe mit steigender männlicher Tendenz anschließen, in der keine denkbare Zwischenstufe fehlt. Eine Anzahl von Beispielen ist in Textfigur 2b-d dargestellt. Folgende Tabelle gibt dazu die Maßverhältnisse:

Tabelle I.

	10. Fieder	Sinnesborste	20. Fieder	Sinnesborste	30. Fieder	Sinnesborste	40. Fieder	Sinnesborste	Längste Sinnesborste
Männchen IV	160	30	220	41	240	40	100	15	41
Männchen I	150	25	215	27	190	18	70	10	31
D1:21 (gynandrom. Weibch.)	140	25	160	26	150	25	100	13	35
D1:14 (gynandrom. Weibch.)	120	40	140	32	113	21	70	13	40
D1:18a (gynandrom. Weibch.)	80	35	100	32	90	26	60	15	35
D1:10 (gynandrom. Weibch.)	70	29	120	25	110	32	60	15	34
Br. 7:34 (gynandrom. Weibch.)	56	12	80	15	60	10	48	7	26
Br. 7:25 (gynandrom. Weibch.)	67	17	49	7	45	7	34	6	18
Br. 7:26 (gynandrom. Weibch.)	35	13	35	8	38	8	33	6	15
Br. 7:35 (gynandrom. Weibch.)	32	8	34	7	38	6	30	4	9
Weibchen III	24	10	31	11	31	12	35	9	12
Weibchen I	21	9	27	10	30	9	32	7	10

(Die Zahlen sind Einheiten des Meßokulars = ca. 14 μ.)

Sowohl die Figuren wie die Tabelle zeigen deutlich, wie mit der Verlängerung der Fiedern eine Vermehrung der Sinneshaare und eine Verlängerung der Sinnesborsten Hand in Hand geht, daß also der Fühler in diesen Eigenschaften gleichmäßig umgestaltet wird. Eine Ausnahme bildet das Verhalten der Sinneskegel; sie sind merkwürdigerweise, wie Textfigur 3 zeigt, selbst bei überwiegend männlich gestalteten Antennen oft ganz weiblich ausgebildet; dafür hat, wie auch GOLDSCHMIDT betont, die Sinnesborste eine so bedeutende Länge, wie sie nicht einmal von allen Männchen erreicht wird. In anderen Fällen (Br. 7:35!) ist sie hingegen sogar kürzer als beim normalen Weibchen.

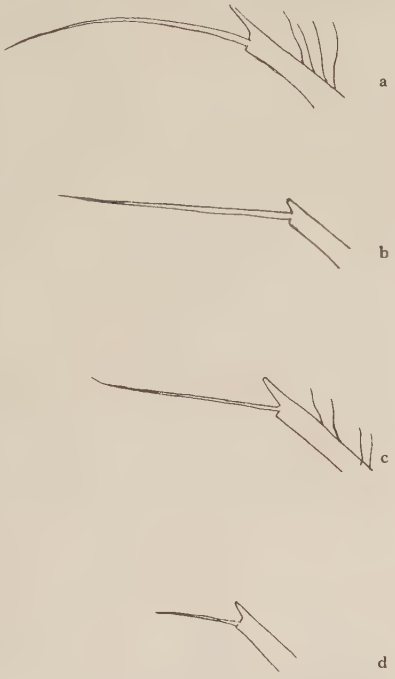

Fig. 3. Terminale Partie eines Antennenfiederchens; a bei einem Männchen; b u. c bei gynandromorphen, d bei einem normalen Weibchen.

Anhangsweise sei auf eine Besonderheit der Antennen eines Exemplars (Br. 7:10) hingewiesen; hier sind die proximalen Fiedern von auffallend verschiedener Länge. Ob hier ausnahmsweise Mosaikbildung eingetreten ist, läßt sich schwer entscheiden; doch ist es auffällig, daß beide Seiten vollkommen symmetrisch sind, wie Textfigur 4 lehrt. Exemplare mit unregelmäßig bezahnten Antennen sind mehrfach beschrieben worden, so von STANDFUSS 1886 u. 1898 (vergl. unten).

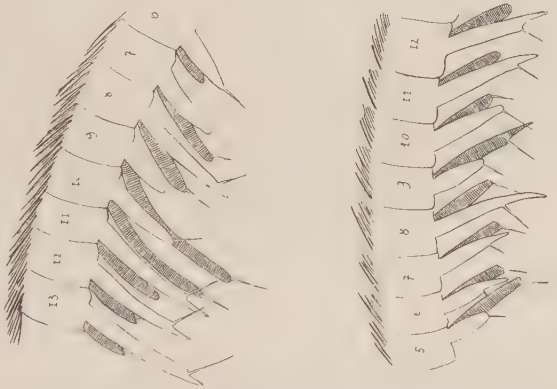

Fig. 4. Entsprechende Glieder der beiden Antennen eines gynandromorphen Weibchens.

Bei *gynandromorphen Männchen*

wurde keine Veränderung an den Antennen gefunden. Über Fälle aus der Literatur s. u.

3. Die Keimdrüsen.

Zum Studium der Keimdrüsenentwicklung war ursprünglich eine Untersuchung auch der Raupenstadien beabsichtigt. Doch waren die hierfür bestimmten Kulturen durch einen Fehler unbrauchbar geworden, weshalb nur über die Histologie der Gonaden weiblicher Imagines berichtet werden kann. Vielleicht hat diese Beschränkung nur geringe Bedeutung, denn auch die reife Keimdrüse zeigt ja in ihren den Endfäden am nächsten liegenden Teilen noch alle möglichen Stadien der Entwicklung, wenn auch nur in ganz geringer Anzahl. Es ist nicht wahrscheinlich, daß diese Bilder von solchen aus jungen Keimdrüsen abweichen. Durch Zufall wurden aber Gonaden aus einer Kultur konserviert, die gynandromorphe Männchen lieferte, so daß von den männlichen Keimdrüsen auch einige jüngere Stadien studiert werden konnten.

Auf die spezielle Histologie des *Ovars* braucht hier nicht eingegangen zu werden, umso weniger als eigentliche Abweichungen niemals gefunden wurden. Eine große Zahl von Exemplaren besaß vollkommen entwickelte Eiröhren, die in Größe und Zahl der darin enthaltenen Eier den normalen Weibchen nicht nachstanden. In allen diesen Fällen muß eine unverminderte Fruchtbarkeit angenommen werden, wenn auch der Mangel des Begattungsinstinktes die Kopula einigemale unmöglich machte. Ganz anders nehmen sich die Ovarien stark veränderter Weibchen aus, besonders solcher, bei denen der Hinterleib die männliche Gestalt angenommen hatte. Hier sind die Eiröhren stets an der Entfaltung so stark gehindert, daß sich nur wenige Eier ganz fertig entwickeln können, während die übrigen unter dem Druck des zu engen Abdomens sich gegenseitig abplatten, zusammenschieben und häufig zu völliger Degeneration gebracht werden. In solchen Eiern ist das Plasma stark eosinophil geworden und der Kern auffallend entstellt. Dagegen sind an manchen Stellen einige Eier ungestört zur Entwicklung gekommen, besonders da, wo eine Intersegmentalmembran des Abdomens sich vorgewölbt hatte*). Beispiele gibt Textfigur 5. Die Untersuchung der jüngsten Eiröhren abschnitte lehrt, daß gelegentlich

*) Diese Tatsache zeigt, daß die schmale Form des Abdomens die Degeneration der Eiröhren veranlaßt. Man könnte sonst ebenso gut annehmen, die kümmerliche Entwicklung der Gonade sei ihrerseits die Ursache der schmalen (männlichen) Gestalt des Abdomens.

auch hier Degenerationsbilder auftreten können, doch sind im Allgemeinen die Oogonien und Oocyten gut entwickelt. Besonderes Augenmerk wurde darauf gerichtet, ob sich nicht irgendwo Andeutungen von Hodengewebe vorfanden, doch konnte nichts dergleichen wahrgenommen werden. *Die Keimdrüsen gynandromorpher Weibchen sind also typisch eingeschlechtig, alle Abweichungen von normalen weiblichen Gonaden erklären sich durch Entwicklungsstörungen unter dem Druck eines zu engen Abdomens.*

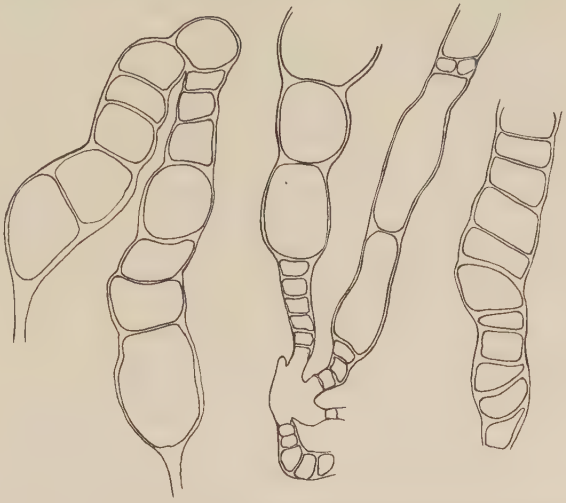

Fig. 5. Verkümmerter Eiröhrenabschnitt gynandromorpher Weibchen.

Anders liegen die Verhältnisse bei den Gonaden *gynandromorpher Männchen.* Nur eine ziemlich geringe Anzahl solcher Keimdrüsen konnte untersucht werden, doch war der Befund charakteristisch und sehr bemerkenswert; die Hoden machten äußerlich einen durchaus normalen Eindruck und waren auch auf den späteren Stadien (nach der fünften Raupenhäutung) median in der bekannten Weise verschmolzen, *enthielten aber neben großen Mengen reifer Spermien eine oft*

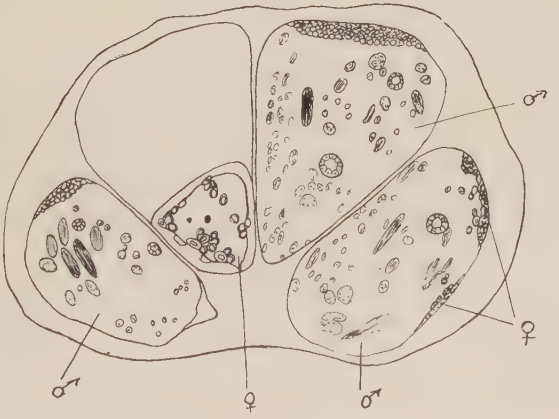

Fig. 6. Schnitt durch die Zwitterdrüse eines gynandromorphen Männchens.

sehr beträchtliche Anzahl unzweifelhaft weiblicher Geschlechtszellen.

Die bindegewebige Hülle der Hoden und die Einteilung in je vier Kammern fand sich überall unverändert vor, was auch aus dem Übersichtsbild eines Schnittes (Textfigur 6) hervorgeht. In der ersten Kammer (von links) finden sich in diesem Falle nur männliche Elemente, in der zweiten sieht man den Querschnitt eines abweichend gestalteten Eischlauches mit Oocyten und Nährzellen, umgeben von einem mächtig entwickelten Follikelepithel, die dritte Kammer verhält sich wie die erste, die vierte zeigt männliche und weibliche Elemente auf verschiedenen Stadien nebeneinander. Der auf Tafel I, Figur 2 wiedergegebene Schnitt durch einen Imaginalhoden läßt erkennen, daß in anderen Fällen sich in sämtlichen Kammern männliche und weibliche Keimzellen entwickeln können. Die Oocyten unterscheiden sich durch lichtere Färbung von den dunklen, großkernigen Nährzellen; in der unteren Kammer bei a hat sich eine Oocyte mit mehreren Nährzellen (fünf, von denen drei im Schnitt erscheinen) zur Bildung einer Eikammer zusammengeschlossen. Noch deutlicher erkennt man die Tendenz zur Bildung von Eikammern auf der Figur 3 (Tafel I), die eine Stelle aus der Zwitterdrüse einer erwachsenen Raupe bei stärkerer Vergrößerung darstellt. Neben mehreren Bündeln reifer Spermien liegen hier, auf der einen Seite von dem wuchernden Follikelepithel eingefaßt, zwei Oocyten mit mäßig großen, etwas unregelmäßig gestalteten und mit je einem Nukleolus versehenen Kernen; beide sind durch plasmatische Brücken mit mehreren wohlentwickelten Trophocyten verbunden, deren sehr großer, von feinsten Körnchen ziemlich gleichmäßig erfüllter Kern in mannigfachen Ausbuchtungen und Ausläufern zu dem dunklen Plasma in Beziehung getreten ist; die Kernmembran kann dabei sehr undeutlich werden. Die Follikelzellen machen gleichsam Versuche, die angedeuteten Eikammern zu umfassen (besonders bei K), doch konnte niemals ein wirkliches Zusammenschließen festgestellt werden. Bei K erkennt man auch deutlich das Bestreben einzelner Follikelzellen, zwischen Oocyten und Trophocyten einzudringen, was bei normalen Eikammern zu einer Verengerung der Verbindungsstelle führt. Die Entwicklung der weiblichen Keimzellen geht nicht weiter als bis zu dem soeben beschriebenen Stadium, das beim normalen Tier etwa mit dem Beginn der Puppenruhe erreicht ist. Eine Bildung von wirklichen gewundenen Eiröhren wie im weiblichen Tier findet nicht statt; viele Oocyten und Nährzellen (Deg. Nz.) fallen vielmehr der Degeneration anheim, während andere sich bis zu der Imago erhalten. Auch von den Spermienbündeln sind einige in Auflösung begriffen (deg. Sp.)

Die Zwitterdrüsen gynandromorpher Männchen haben einige Ähnlichkeit mit dem bisher einzigen in der Literatur bekannt gewordenen Fall, der von KOPEC (1911) bei Lymantria dispar beschrieben worden ist. Doch war dort die Gonade scharf in einen größeren männlichen und einen kleineren weiblichen Teil geschieden; in unseren Fällen handelt es sich dagegen um Zwitterdrüsen im eigentlichsten Sinn: männliche und weibliche Elemente werden nebeneinander, offenbar von denselben Urkeimzellen gebildet, ähnlich wie es häufig im Hoden von Astacus vorkommt. Beim Flußkrebs tritt jedoch die Zahl der Eier gegenüber der der Spermien bedeutend zurück, während bei den von uns beschriebenen Gonaden gelegentlich die Produktion weiblicher Elemente bei weitem überwiegt.

4. Die Geschlechtswege.

Daß bei allen Tieren die äußerlich nur wenig verändert waren, normale Geschlechtswege vorgefunden wurden, ist nicht weiter merkwürdig, da hier auch ein im wesentlichen unveränderter Kopulationsapparat vorhanden ist (s. u.) Von Interesse ist es jedoch, daß auch bei stark nach dem männlichen Typus verschobenen Exemplaren, selbst bei hochgradig umgewandelten äußeren Genitalien, die Geschlechtswege den weiblichen Charakter *unverändert* beibehalten. Es gewährt einen befremdenden Anblick mit fast männlichen äußeren Genitalien Bursa copulatrix und Ductus seminalis, Receptaculum seminis, Vagina und Kittdrüsen vereinigt zu sehen. Wohl kommen gelegentlich Abweichungen vor, die aber auf Wachstumsstörungen zurückzuführen sein dürften. So kann das Receptaculum seminis stark zusammengedrückt und verkümmert oder am Ende gespalten und mit doppelter Anhangsdrüse versehen sein (Textfigur 7a und b). Häufig findet man eine merkwürdige Mißbildung der Bursa copulatrix: Sie ist paarig geworden samt der Chitinplatte, auf der sie mündet, und ist häufig so stark chitinisiert, daß sie auch bei Mazerierung der Hinterleibsspitze erhalten bleibt. (Siehe Figg. 6, 7, 8, 9, Tafel II). Es liegt hierbei offenbar Hemmungsmißbildung vor, da die Bursa, wie aus den Untersuchungen von VERSON und BISSON hervorgeht, aus paarigem Mutterboden

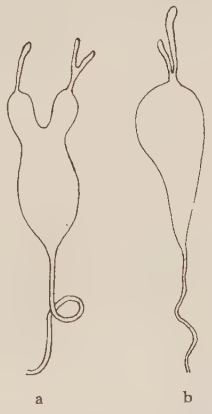

Fig. 7. a mißgebildetes Receptaculum seminis eines gynandromorphen Weibchens. b ein normales.

entsteht. Endlich können die Kittdrüsen auf einem Stadium der Entwicklung stehen geblieben sein, wie man es sonst nur am Anfang der Puppenruhe antrifft; so sind in Textfigur 8a die Sammelblasen gut entwickelt, die Drüsenschläuche aber erheblich kürzer als beim normalen Tier. (Textfigur 8b).

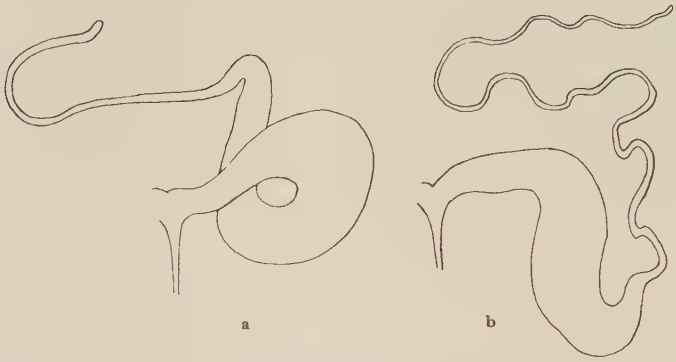

Fig. 8. a Kittdrüse eines gynandromorphen, b eines normalen Weibchens.

Durch solche Abnormitäten wird aber nichts am Wesen der Erscheinung geändert: Was für die Gonade des Weibchens festgestellt wurde, gilt auch von dessen Geschlechtswegen und ihren Anhangsdrüsen; auch sie bestehen im gynandromorphen Tier unverändert fort, und ihre oft mangelhafte Ausbildung ist auf mechanische Hindernisse zurückzuführen.

Bei gynandromorphen Männchen wurden wohlausgebildete männliche Ausführgänge gefunden.

5. Die äußeren Genitalien.

a. Gynandromorphe Weibchen.

Die Kopulationsapparate weiblicher Tiere wurden bereits von GOLDSCHMIDT beschrieben und auf Umrißskizzen abgebildet. Die von ihm angedeutete Reihe wurde von mir ergänzt und die wichtigsten Stufen auf Tafel II und III plastisch dargestellt. Jeder Kopulationsapparat ist dabei zweimal wiedergegeben, von links gesehen (Tafel II nahezu im Profil) und in der Ansicht von unten (Tafel III); letztere entspricht also der Orientierung der GOLDSCHMIDT'schen Skizzen. Die Deutung einzelner Teile mußte auf Grund der erneuten Untersuchung etwas verändert werden, wodurch aber das Ergebnis unberührt bleibt.

In unseren Abbildungen ist stets das achte Abdominalsegment mit dem Ostium bursae weggelassen, da es immer normal ausgebildet ist und in der Zeichnung die wichtigeren Teile verdecken würde.

Diejenigen Teile des weiblichen Begattungsapparates, die bei der Umwandlung in männliche Form Veränderungen erleiden, sind in Figur 1 dargestellt. Sie bestehen aus dem verschmolzenen 9. und 10. Abdominalsegment, das nach vorn zwei Chitinstäbe («zweites Apophysenpaar»), nach hinten die beiden schaufelförmigen Laminae abdominales trägt. Die Umgebung der Vaginalöffnung ist stärker chitinisiert und erscheint am Mazerationspräparat als niedriger Kegel (K). Diese Stelle ist insofern wichtig, als hier bei zunehmender männlicher Tendenz Teile gebildet werden, die den männlichen Valven und vielleicht auch dem Penis entsprechen. Tafel II, Fig. 10).

Die Bestandteile des männlichen Apparates sind: Der zum 9. Segment gehörige Chitinring (R), der ventro-oral davon eingestülpte Saccus (Sa), der dorso-caudal ansetzende Uncus (Un), die beiden seitlich eingelenkten Valven (Va) und der Penis (P) mit dem deutlich hervortretenden ventralen Ringwall der Penisscheide (Rw).

Am Anfang der nun zu beschreibenden Reihe von Kopulationsapparaten gynandromorpher Weibchen stehen zahlreiche Fälle von völlig normaler Beschaffenheit. Alle diese Exemplare waren natürlich fortpflanzungsfähig.

Die erste Andeutung einer beginnenden männlichen Tendenz liegt in einer zunehmenden Verkürzung der Apophysen und einer Verkleinerung der beiden Laminae. Figur 2 (Nr. 127) zeigt, wie sich vom Ansatzpunkt der Apophysen ventralwärts ein deutlicher, wenn auch schmaler Chitinring (R) ausbildet, der dem weiblichen Tier fehlt und das nun selbständig gewordene 9. Segment darstellt.

Figur 3 (Nr. 125) zeigt einen weiteren Schritt zur Männlichkeit. Abgesehen davon nämlich, daß die Apophysen noch kürzer, die Laminae noch kleiner geworden sind, beginnt bereits hier sich dorsal eine Chitinbrücke zwischen den Ansatzpunkten der Laminae auszubilden, die im männlichen Geschlecht zu der «siegelringartigen» Verbreiterung des neunten Tergiten wird; hier ist also zum erstenmale ein richtiger Chitinring entwickelt. Die nun folgenden Umänderungen betreffen die Laminae, die den unpaaren Uncus zu liefern haben; außerdem fehlt noch der Saccus. Ob dieser bereits durch die in Figur 3 mit Sa? bezeichneten paarigen Vorsprünge des Chitinringes angedeutet ist, bleibt unsicher.

Den in Figur 4 (Nr. 126) wiedergegebenen Apparat würde man auf den ersten Blick für einen männlichen halten. Die Apophysen sind nur stummelförmig, und die Laminae haben beide einen uncus-artigen Charakter angenommen, sind aber noch deutlich paarig. Auch hier sehen wir wieder die fraglichen Andeutungen eines Saccus.

Figur 5 (Nr. 100) zeigt den in GOLDSCHMIDT's Figur P skizzierten Apparat. An ihm ist zu erkennen, daß gelegentlich ein Merkmal in der Tendenz zur Männlichkeit dem anderen vorauseilen kann: während nämlich noch deutliche Apophysen vorhanden sind und die Laminae in der Gestalt ihren ursprünglichen Charakter viel besser bewahrt haben als in dem zuvor besprochenen Fall, ist die Verwachsung der Laminae zum unpaaren Uncus beträchtlich vorgeschritten. Auch ist hier zum erstenmal ein Saccus angedeutet.

Bei dem nun folgenden Kopulationsapparat (Figur 6, Nr. 131) fällt zunächst die doppelt vorhandene Bursa copulatrix auf. Im übrigen überwiegt der männliche Eindruck bedeutend. Chitinring, Saccus und Uncus sind gut ausgeprägt, letzterer zeigt am distalen Ende zwei feine Höcker, wohl die letzte Andeutung der verlorengegangenen Paarigkeit. Hier zeigen sich auch zum erstenmal Bildungen, die vielleicht ein männliches Begattungsglied darstellen, oder vielmehr gleichsam den ersten «Versuch» zur Bildung eines solchen. Die Deutung solcher Ansätze ist natürlich gewagt: P könnte einem Penis + Ringwall, Va den Valven entsprechen.

Viel deutlichere Valven treten uns in Figur 7 (Nr. 132) entgegen, ihr stabförmiger Fortsatz könnte in dem kleinen warzenförmigen Höcker F angedeutet sein.

Figur 8 (Nr. 150) wurde einer auffälligen Bildung wegen hier eingereiht. Der abnorm große Apparat, ohne echten Saccus, besitzt deutliche Valven und an Stelle des Penis zwei große gewölbte Chitinplatten, die sich median wie die Schalen einer Muschel berühren.

Klarer scheint der Zusammenhang der beiden in Fig. 9 (Nr. 133) mit P bezeichneten Fortsätze mit dem Penis, der infolge einer Hemmung hier paarig geworden zu sein scheint. Damit ist unsere Reihe zu Ende; vollkommener in männlicher Richtung entwickelte Genitalien konnten nicht gefunden werden.

Die Tabelle II faßt die etwas langatmige Detailbeschreibung übersichtlicher zusammen. Mit ihrer Hilfe können wir an der Hand der Abbildungen den Übergang eines weiblichen in einen männlichen Kopulationsapparat verfolgen: das allmähliche Verschwinden der Apophysen, die Entwicklung des Saccus und des Chitinrings,

die Umbildung der paarigen Laminae abdominales in den unpaaren Uncus, endlich die (freilich unvollkommene) Entwicklung von Penis, Ringwall und Valven an Stelle des weiblichen Vaginalkegels.

Tabelle II.

Bezeichnung der Exemplare	Ostium bursae	Apophysen	Saccus	9. und 10. Segment	Laminae bezw. Uncus	Valvae	Penis und Penistasche
Normales Weibch.	vorhanden	vorhanden	fehlt	verschmolzen	Laminae normal	fehlen	fehlen
Verdunk. Weibch.	„	schwach verkürzt	„	„	Laminae normal	„	„
Nr. 127	„	verkürzt	„	getrennt Ring vorhanden	Laminae verkleinert	„	„
Nr. 125	?	stark verkürzt	?	„	Laminae beg. Verw.	„	„
Nr. 100	vorhanden	stummelförmig	angedeut.	„	Laminae verw. Uncus	„	„
Nr. 126	„	„	?	„	gespalt. Unc.	„	„
Nr. 131	doppelt	fehlen	mäßig entwickelt	„	„ „	erste Andeutg.	erste Andeutg.
Nr. 132	„ ?	„	vorhanden	„	norm. Uncus	vorhanden	„
Nr. 150	vorhanden	„	mißgebild.	„	„ „	vorhanden (mißgeb. ?)	1. Andeut. (mißgeb. ?)
Nr. 133	„	„	vorhanden	„	„ „	vorhanden (paarig ?)	vorhanden (paarig ?)
Norm. Männchen	fehlt	„	„	„	„ „	vorhanden	vorhanden (paarig ?)

b. Gynandromorphe Männchen.

Die meisten der untersuchten gynandromorphen Männchen besitzen einen normalen Kopulationsapparat. Doch wurde bei zwei Exemplaren, die GOLDSCHMIDT kurz erwähnt, eine Abweichung gefunden, die als erstes Zeichen eines beginnenden weiblichen Einschlags angesehen werden muß: der Uncus hat sich am distalen Ende gespalten und ist dadurch paarig geworden. Figur 11, Tafel II und III stellt diesen Zustand dar. Im Übrigen sind hier alle Teile männlich ausgebildet.

Es ist bezeichnend, daß auch beim Männchen die Umwandlung in ganz ähnlicher Weise beginnt wie beim Weibchen. Hier werden die paarigen Laminae allmählich zum unpaaren Uncus, dort beginnt der unpaare Uncus, sich in die paarigen Laminae umzuwandeln.

6. Verschiedenes.

Von den noch nicht behandelten Organen ist besonders das Verhalten des Abdomens interessant. Da aber in GOLDSCHMIDT's Arbeit hierüber ausführlich berichtet wurde, soll nur kurz folgendes zusammengefaßt werden:

Die erste Veränderung zeigt sich in der Verdunkelung der Färbung des Hinterleibs, die mit der zunehmenden Pigmentierung der Flügel Hand in Hand geht; dabei nimmt die Afterwolle gelegentlich eine leuchtend rotgelbe Farbe an. Mit zunehmender Umwandlung wird dann das Abdomen schmäler und spitzer und erhält Andeutungen des männlichen Afterschopfes, der besonders deutlich auf GOLDSCHMIDT's Figur Db links zu erkennen ist. Auch hier kann mit einem vorwiegend weiblichen Eindruck des Abdomens die männliche Behaarung verbunden sein, was wir im Auge behalten müssen.

Über alle übrigen Organe können wir uns kurz fassen, da es nicht unsere Aufgabe sein kann, alle Übergänge zu beschreiben. Es sei nur noch auf das Gehirn hingewiesen. Es wurde sorgfältig auf Schnitten untersucht, da namentlich in der Entwicklung der Riechzentren (Lobi olfactorii des Deutocerebrum) wesentliche sexuelle Differenzen bestehen. Als Material lagen aber nur schwachgynandromorphe Weibchen vor, und es ist deshalb nicht verwunderlich, daß es nicht gelang, anatomisch eine Annäherung an die männliche Ausbildung nachzuweisen. Trotzdem ist es als sicher anzunehmen, daß bei stark gynandromorphen Tieren auch das Gehirn Umwandlungen erfährt. Darauf weisen auch die Beobachtungen über veränderte Instinkte hin, von denen GOLDSCHMIDT berichtet. Auch mir sind Andeutungen sexueller Instinkt-Veränderungen, namentlich aber Ausfall des Begattungstriebes, bereits an schwach gynandromorphen Weibchen aufgefallen. Allerdings ist zu bedenken, daß bei Insekten das Gehirn bei der Ausübung der Kopula wohl keine allzugroße Rolle spielt, was z. B. schon aus der alten Beobachtung POIRET's hervorgeht, daß das Männchen von Mantis «décapité mais non découragé» die Begattung auszuführen vermag.

IV. Übersicht im Hinblick auf die Frage der Korrelation.

Überblicken wir den Bau aller untersuchten weiblichen Gynandromorphen, so können wir nach dem Gesamteindruck die Tiere in eine Reihe mit zunehmender Neigung zu männlicher Ausbildung ordnen; wir haben davon auch schon bisher Gebrauch gemacht, wenn wir von Schwachgynandromorphen und von stärker

Gynandromorphen sprachen. Nun gilt es zu entscheiden, ob hier wirklich ein gesetzmäßiges Fortschreiten vom weiblichen zum männlichen Typus stattfindet.

Ein solches gesetzmäßiges Fortschreiten zeigt sich in der Regelmäßigkeit, mit der einige Charaktere immer bereits verändert sind, wenn die Umgestaltung auf andere Merkmale übergreift. So z. B. existieren keine weiblichen Gynandromorphen, bei denen die Flügel nicht verdunkelt wären; ferner wurde nie ein veränderter Kopulationsapparat festgestellt, ohne daß gleichzeitig die Antennen Veränderungen erlitten hätten, ja, wir können sogar die Reihenfolge der bei zunehmender Gynandromorphie nacheinander in Mitleidenschaft gezogenen Charaktere mit einiger Sicherheit angeben:

1) Pigmentierung
2) Flügel
3) Antennen
4) Kopulationsapparat
5) Abdomen
6) Gehirn bezw. Instinkte.

Schon die Möglichkeit, eine solche Reihe aufzustellen, beweist aber auch, daß von einer *Korrelation der Merkmale im gewöhnlichen Sinne keine Rede sein kann,* denn in diesem Fall müßte die Umstimmung in allen Teilen gleichzeitig beginnen und gleichmäßig fortschreiten. Daß dies aber keineswegs der Fall ist, lehrt namentlich das Verhalten derjenigen Organe, an denen niemals Veränderungen gefunden wurden: Keimdrüsen und Geschlechtswege. Wenn man auch die Gonaden als eine gesonderte Einheit dem übrigen «Soma» gegenüberstellen und so ihr besonderes Verhalten deuten will, so muß man die Geschlechtswege doch zu den somatischen Organen rechnen. Da sie aber immer normal entwickelt sind, so muß man annehmen, daß für sie der Augenblick der beginnenden Umstimmung noch nicht gekommen ist, wenn auch schon alle übrigen somatischen Organe umgestimmt sind.

Bei den gynandromorphen Männchen liegen die Verhältnisse ganz ähnlich; auch hier tritt die Umstimmung in verschiedenen Organsystemen sukzessive zu Tage. Zuerst zeigen sich Mosaikbildungen an den Flügeln, erst bei fortgeschrittener weiblicher Tendenz treten Andeutungen einer Umstimmung an den äußeren Genitalien (gespaltener Uncus) auf. Daß die Umwandlungen aber noch weiter gehen können, mögen zwei Fälle aus der Literatur dartun (zitiert nach SCHULTZ 1899):

WISKOTT (1897) schreibt von einem gynandromorphen Männchen: «Während der linke Fühler typisch männlich ist, ist

der rechte Fühler nach der nach der Stirn zu liegenden Seite in etwa zwei Drittel seiner Länge von der Wurzel ab mit rein weiblichen, kurzen Kammzähnen versehen, die dunkler sind als die männlich gefärbten . . . Außerdem erreichen auch diese längeren Zähne keineswegs die männliche Länge, sind dunkler gewimpert als diese und auch weniger zahlreich; endlich aber ist die Farbe des Fühlerschaftes schwarz.»

C. FRINGS beschreibt ein anderes Exemplar, an dem die Veränderung bereits auf das Abdomen übergegriffen hatte. «Der Hinterleib ist nämlich dicker als beim normalen Männchen, er hat männliche Färbung, doch sind zahlreiche große Flocken heller, weiblicher «Legewolle» in die Behaarung eingestreut. Das fünfte und sechste Segment ist an beiden Seiten rein weiblich gefärbt, ebenso die rechte Thoraxseite zum größten Teile weißlich».

Was die Keimdrüsen gynandromorpher Männchen betrifft, so können sie männliche und weibliche Geschlechtsprodukte liefern. Dies ist nun ein recht auffälliger Unterschied gegenüber den weiblichen Gynandromorphen, und es liegt nahe, damit die Befunde POTTS in Zusammenhang zu bringen, der im Hoden der von Rhizocephalen befallenen Krabben häufig Eier, aber im Ovar niemals Spermien feststellte.

Zur Erläuterung der sukzessiven Umgestaltung der Organe mögen die folgenden Tabellen III und IV dienen.

Tabelle III.

Gynandromorphe Weibchen.

Gesamteindruck	Flügel	Antennen	Gehirn	Abdomen	Keimdrüse u. Geschl.-wege	Kopul.-apparat
↓ Zunehmendes Überwiegen der männlich. Ausbildung	Zunahme des Pigments und Formveränderung; Mosaikbildungen in Farbe und Schuppen	Normal; Beginn u. Fortschreiten intermediärer Ausbildg. bis z. Überwiegen des männlich. Typus	Normal; Mangel d. Kopul.-Instinktes; Zunehmendes Hervortreten ♂ Instinkte	Normal; Zunahme des Pigments; Annahme der ♂ Behaarung	Normal; (Atrophie durch Raummangel)	Normal; Beginn und Fortschreiten ♂ Ausbildung bis zum Überwiegen des ♂ Typus
Hypothet. Endform	♂ Typus	♂ Typus	♂ Typus	♂ Typus	???	♂ Typus

Tabelle IV.

Gynandromorphe Männchen.

Gesamteindruck	Flügel	Antennen	Gehirn	Abdomen	Keimdrüse u. Geschl.-wege	Kopul.-apparat
Zunehmendes Überwiegen der weiblichen Ausbildung	Beginn und Fortschreiten der Mosaikbildungen	Normal Intermediäre und Mosaikbildungen	Normal ? ??	Normal Intermediäre und Mosaikbildungen	Normale Form, Entwicklung von Eiern im Hoden ??	Normal Beginn u. Fortschreiten intermediärer Ausbildung
Hypothet. Endform	♀ Typus?	♀ Typus?	♀ Typus?	♀ Typus	♀ Typus???	♀ Typus?

Diese beiden Tabellen zeigen deutlich, daß mit zunehmendem Überwiegen des heterogenen Geschlechts im Gesamteindruck die einzelnen Eigenschaften zu verschiedenen Zeiten in Mitleidenschaft gezogen werden. Es ist nicht zu bestreiten, daß sich hierin ein *Zusammenhang* zwischen den einzelnen (sekundären) Geschlechtscharakteren kundgibt, den man wohl auch als *Korrelation* bezeichnen kann. Nur tritt die Umstimmung nicht in allen Organen sogleich zutage. Wir können uns dies so vorstellen, daß die verschiedenen Charaktere auch eine verschiedene Empfindlichkeit gegenüber demselben Reiz besitzen: der Reiz besteht in dem Überwiegen der heterologen Sexualität. Tritt dieser Anstoß zu gynandromorpher Ausbildung nur schwach auf, so verändern sich nur wenige Teile (Flügel und Antennen beim Weibchen), die übrigen Teile beginnen die Umwandlung erst dann, wenn für sie, wie wir sagen können, die *Reizschwelle* überschritten ist.

Daß auch diese *relative* Korrelation nicht ganz ungestört bleiben kann, zeigt die genauere Betrachtung des Ausbildungsgrades der von der Veränderung ergriffenen Organe, wie wir sie für die einzelnen Eigenschaften des Flügels oben (S. 10) angeführt haben. Hier zeigte sich ja, daß Form, Farbe und Größe gelegentlich in ganz verschiedenem Grade verändert sind. Der Vergleich der Antennenausbildung mit dem Grad der Veränderung der Flügel lehrte uns auch hier weitgehende Unregelmäßigkeiten kennen. Daraus geht die Notwendigkeit hervor, noch andere beeinflussende Kräfte in der Entwicklung anzunehmen, die neben den erblichen Anlagen am Werke sind. Vielleicht handelt es sich um entwicklungsmechanische Hemmungen und Förderungen; dann wären *die Eigenschaften*

des fertigen Tieres das Resultat des vereinigten Wirkens der erblichen Konstitution und der entwicklungsmechanischen Bedingungen ihrer Realisierung.

In der Literatur ist meist wenig auf die Frage der Korrelation geachtet worden. Doch seien einige Bemerkungen angeführt, die für uns Interesse besitzen.

v. SIEBOLD schreibt von den Zwitterbienen des EUGSTER'schen Stockes: «Bei denjenigen Zwitterbienen, deren Hinterleib in seiner ganzen Form die Drohnenbildung verriet, war das Begattungsorgan mit seinem höchst komplizierten Baue ganz in derselben Organisation vorhanden, wie bei reinen Drohnen... Mit diesen vollkommen männlichen Geschlechtswerkzeugen sah ich sehr oft einen Giftapparat verbunden, dessen Stachel sich in einem mehr oder weniger verkrüppelten Zustande befand... Einige Male wurde ich dadurch überrascht, daß bei ganz normaler Entwickelung der männlichen Geschlechtswerkzeuge statt des einen Hodens ein Eierstock mit leeren Eierstocksröhren vorhanden war.... Vor allem muß ich hervorheben, daß die Zwitterbildung der Geschlechtswerkzeuge bei diesen Bienen im Vergleich zu der Zwitterbildung der äußeren Körperform fast nie im Einklange stand».

Wichtiger sind noch zwei Bemerkungen von STANDFUSS (1898 S. 55): «In, wie es scheint, überwiegend sichtlicher Korrelation zu den Fühlern bewegt sich die Entwicklung der äußeren männlichen Haftorgane des Geschlechtsapparates.... Schließlich gelangt an Individuen von durchaus vorwiegend weiblichem Gepräge bisweilen ein Penis oder doch eine penisartige Bildung zur Herausgestaltung».

Die auffälligste Übereinstimmung mit unseren Ergebnissen zeigen aber ROEPKE's Untersuchungen an STANDFUSS'schen Lepidopterenbastarden.*) Von den weiblichen Tieren heißt es: «Am konstantesten, sowohl dem Vorkommen, als ihrem Baue nach, ist noch die Bursa copulatrix;.... sie mündet in allen Fällen mit einem deutlich wahrnehmbaren, meist stärker als normal chitinisierten Ostium nach außen. Ein Ductus seminalis war mit einer einzigen Ausnahme ebenfalls überall vorhanden..... Auch die Mündung des Rec. sem. kann als normal gelten; das letztere ist überhaupt im Allgemeinen normal gestaltet.» In einem Falle aber trug es *zwei* Anhangsdrüsen (vgl. unsere Figur!) Bei den äußeren Geschlechtsteilen können wir «erstlich das Auftreten eines Penisdeckel-artigen

*) Es handelt sich um die Bastarde: Smerinthus populi ♀ × ocellata ♂ («Smer. hybr. hybridus») und Sm. populi var. Austauti ♀ × ocellata ♂ («Sm. hybr. operosa»). Bemerkenswert ist die große Sterblichkeit unter den Tieren, die auch bei unserem Objekt zu Tage trat.

Gebildes bei *allen* Weibchen konstatieren». Ganz besonders interessant war ein Exemplar: «Bei diesem hybridus ♀ begegnen wir nun der Eigentümlichkeit, daß ein bis auf den Penis, der nicht vorhanden ist, kompletter männlicher äußerer Genitalapparat auftritt mit typisch entwickeltem Penisdeckel und einem Valvenpaare ... Ein Penis und Penishülse hingegen fehlen, wohl aber ist am Grund des Greifapparates ein kleines, rhombisches, kräftiges Chitinplättchen entwickelt, das normalerweise jene Stelle bezeichnet, wo die Penishülse in den Bereich des äußeren Genitalapparates eintritt. Der ganze Apparat wird nach vorn und ventralwärts begrenzt durch eine äußerst starke Chitinspange, in der das weite Ostium bursae liegt». Die Ähnlichkeit dieser Befunde mit den unsrigen ist gewiß bemerkenswert; allerdings darf nicht außer Acht gelassen werden, daß gerade bei dem zuletzt beschriebenen Tier normale weibliche Fühler vorhanden waren. Die äußeren Genitalien sind aber ganz unseren Fällen entsprechend verändert, während die Geschlechtswege keine andersgeschlechtige Tendenz erkennen lassen, vielmehr nur gelegentlich Mißbildungen aufweisen, wie wir sie ganz ähnlich auch bei Lymantria gefunden haben.

Es handelt sich also wohl immer um korrelative Umstimmung aller sekundären Geschlechtsmerkmale; nur wird die Korrelation durch die verschiedene Reizempfindlichkeit einzelner Teile, sowie durch anderweitige, vielleicht entwicklungsmechanische Störungen undeutlich. Wir können daher STECHE nicht zustimmen, wenn er aus den Ausführungen GOLDSCHMIDT's zu ersehen glaubt, daß «die Faktoren für alle einzelnen Stellen (ev. die einzelnen Schuppen) *unabhängig von einander in ihrer Potenz* bei der Vererbung variieren» können und halten deshalb auch dessen weittragende Schlüsse auf den Mendelismus überhaupt nicht für gerechtfertigt.

V. Ursachen der Gynandromorphie.

In diesem Abschnitt soll versucht werden, alle Bedingungen, unter denen gynandromorphe Arthropoden mit einer gewissen Regelmäßigkeit erhalten worden sind, zusammenzustellen, und zwar sollen dabei auch die sogenannten «Naturexperimente» Berücksichtigung finden. Als gynandromorph bezeichnen wir dabei alle Individuen, an denen irgendwelche somatische Geschlechtscharaktere des anderen Geschlechts neben den eigenen aufgetreten sind, ohne dabei zwischen eingeschlechtigen Gynandromorphen (Pseudohermaphroditen) und Zwittern im Prinzip zu unterscheiden, da wir ja oben erkannt haben, daß beide nicht dem Wesen nach verschieden sein

können. Leider sind wir über die Herkunft der Mehrzahl aller beschriebenen Gynandromorphen, namentlich bei Schmetterlingen, nicht unterrichtet und müssen daher alle diese Fälle hier bei Seite lassen.

An erster Stelle ist als Ursache der Gynandromorphie die *Bastardierung* zu nennen, und zwar kommen sowohl Artbastarde als auch Varietätenbastarde in Frage. Der älteste bekannte Fall ist der des schon genannten EUGSTER'schen Bienenstocks, dessen «Zwitterbienen» v. SIEBOLD beschreibt. Über die Herkunft sagt er: «Die fünf Jahre alte Königin dieses Stockes war eine reine Italienerin und hatte nichts Auffallendes an sich. Sie mußte sich mit einer deutschen Drohne begattet haben, da sich außer reinen italienischen Arbeitern auch noch viele Bastardarbeiter von verschiedenen Abstufungen in demselben Stock befanden, während die Drohnen ihre reine italienische Abkunft verrieten.» Die Gynandromorphen dieses Stockes zeigten außerordentlich charakteristische Mosaikbildungen, wobei die Gonaden verschiedenen Geschlechts sein konnten. Durch Bastardierung erzeugte Gynandromorphe sind namentlich bei Schmetterlingen bekannt geworden. STANDFUSS hat (1898) die selbst beobachteten Fälle zusammengestellt. Die von ihm nur ganz kurz beschriebenen Tiere (Weibchen aus Kreuzungen von Saturnia-Arten) zeigen mit den unsrigen mannigfache Ähnlichkeiten: Intermediär gefärbte Flügel, intermediäre Fühler (manchmal allerdings asymmetrisch), atrophierte, aber nicht zwittrige Ovarien, *unveränderte* Geschlechtswege, männliche Bildungen an den äußeren Genitalien. Die gynandromorphe Beschaffenheit gelangte namentlich im Bau der Fühler «sehr sichtbar zum Ausdruck», so daß viele Exemplare «Fühler von annähernd männlichem Gepräge hatten». Varietätenbastarde waren die beiden halbseitig-zwittrigen Seidenraupen TOYAMA's; sie entstammten der Kreuzung eines europäischen «Zebra»-♀ mit einem einfarbigen japanischen Männchen. CASPARI erhielt bei der Bastardierung von Saturniaarten Gynandromorphe, und zwar sowohl «gemischte» wie «Halbseitenzwitter». Es ließe sich wohl noch manche andere Angabe hier anführen, etwa die von STANDFUSS (1886) erhaltenen «Zwitter» von Aglia tau, die gleichzeitig Merkmale der aberratio lugens an sich trugen, also doch wohl Hybriden waren. Doch mögen die Beispiele genügen. Hervorzuheben ist noch, daß sowohl Mosaikbildungen wie auch symmetrische Gynandromorphe in den gleichen Kulturen erhalten worden sind.

Bereits 1897 sprach WISKOTT die Vermutung aus, daß «*Inzucht* leichter und in höherem Prozentsatz zwittrige Individuen

hervorbringe als durch frisches Blut erzeugte Lepidopteren», allerdings ohne Belege dafür anzuführen. Erst BRAKE bewies dies an dem Fall der Lymantria japonica. Hier erzeugt Inzucht in steigender Zahl gynandromorphe Weibchen. Daß dabei auch das Maß der Gynandromorphie zunimmt, geht aus BRAKE's Aufzeichnungen deutlich hervor: in der 4. Inzucht (1909) erhielt er «einige Stücke in verdunkelter schwarzgrauer Farbe», während in der 5. Inzucht (1910) «eine große Zahl sehr wahrscheinlich gynandr. Falter erschienen sind von tiefbrauner, der männlichen ähnlichen Färbung. Unter diesen Faltern befindet sich ein zweifellos gynandr. ♀, welches länger doppelreihig bewimperte, denen der ♂♂ ähnliche Fühler hat, wenn sonst auch, wie bei allen anderen, Größe, Flügelschnitt, Zeichnung, der ganze Körper rein weiblich ist, ohne eine Spur von Hinneigung zum männlichen Typus, mit Ausnahme der Grundfarbe dieser Stücke, die der männlichen oft in recht bedeutendem Grade genähert ist». Über die 6. Inzucht BRAKE's (1911) berichtet FRINGS: «es traten dabei zweifellose und in ihren Charakteren weitgehende Gynandromorpha auf». Leider ist dies der einzige Fall, in dem eine solche Wirkung der Inzucht beschrieben wurde, es ist jedoch naheliegend, hier die Beobachtungen von PANTEL und DE SINÉTY an Phasmiden zum Vergleich heranzuziehen. Diese beiden Forscher erhielten in parthenogenetisch sich vermehrenden Kulturen von Dixippus Gynandromorphe, und zwar Mosaikbildungen mit den Keimdrüsen beider Geschlechter, soviel aus ihren kurzen Andeutungen hervorgeht. Was zum Vergleich mit der Inzuchtwirkung bei Lymantria herausfordert, ist die Tatsache, daß Dixippus sich im Naturzustande mittels Männchen und Weibchen fortpflanzt (espèce polyarrhénique), und nur in der Gefangenschaft zur Parthenogenese übergeht. PANTEL und DE SINÉTY züchteten diese Stabheuschrecke durch viele Generationen, und nach zehn Jahren (1898-1908) traten die ersten Gynandromorphen auf, offenbar infolge der lang andauernden Parthenogenese, die hier sicherlich mit einer fortgesetzten Inzucht verglichen werden kann. Selbstverständlich dürfen wir nicht erwarten, daß bei Formen mit normaler Parthenogenese, etwa bei Cladoceren, ähnliche Erscheinungen auftreten, und doch ist es nicht unwahrscheinlich, daß bei zwangsweiser Beibehaltung dieser Fortpflanzungsart (Woltereck) schließlich doch Veränderungen sich zeigen könnten, wenn auch bisher nichts dergleichen beschrieben worden ist.

Auch im *Temperaturexperiment,* wozu ja stets mit Vorliebe Schmetterlinge verwandt worden sind, hat man Gynandromorphe erhalten. STANDFUSS (1898) berichtet von Wärmeexperimenten

an weiblichen Puppen des Zitronenfalters und einer Saturniaart: «Interessanterweise traten in beiden Fällen schon an den betroffenen weiblichen Individuen Umgestaltungen im Sinne einer Annäherung an gewisse sekundäre männliche Geschlechtscharaktere oder sogar Gleichheit mit letzteren auf. Bei Rhodoc. rhamni betraf die Umgestaltung den Färbungscharakter des gesamten Tieres, bei Sat. caecigena den äußeren Bau des weiblichen Fühlers». In großer Anzahl hat KOSMINSKY (1909) gynandromorphe Weibchen von Lymantria dispar erhalten, indem er Puppen 40, 35, 30 und 20 Tage der Kältewirkung aussetzte. Auch hier trat neben der veränderten Flügelfärbung an den Antennen die Umstimmung zu Tage: «Besonders interessant sind die Veränderungen der Fühler bei den Weibchen. Die Fiedern sind viel länger als unter normalen Umständen, dabei befinden sich die allerlängsten nicht am Ende des Fühlers wie bei normalen Stücken, sondern in der Mitte. *Die Fühler sind bei allen Weibchen verändert,* die dem 1., 2. und 3. Versuche angehören.» 1911 erhielt KOSMINSKY ein ähnliches Resultat, diesmal auch unter Wärmeeinfluß.

Charakteristisch ist das Erscheinen von Gynandromorphen bei manchen Arthropoden, die durch Parasiten in ihrem Stoffwechsel hochgradig gestört sind. GIARD hat diese Erscheinung «castration parasitaire» genannt, doch darf man nicht außer Acht lassen, daß es für das Auftreten der heterologen Geschlechtsmerkmale in diesen Fällen ganz gleichgültig ist, ob die Keimdrüsen, die ja nicht unmittelbar von den Parasiten angegriffen werden, wirklich zerstört sind oder nicht. PEREZ studierte Bienen der Gattung Andrena, die von Stylops-Larven befallen worden waren und fand in beiden Geschlechtern «un curieux échange de caractères entre l'un et l'autre sexe», z. B. der Gesichtsfarbe, der Behaarung des Abdomens u. s. w. In den Gonaden konstatierte er «une atrophie plus ou moins accentuée chez le mâle comme chez la femelle». Etwas anders beschreibt POTTS die von Peltogaster befallenen Eupagurus-Arten. Hier vermag nur das Männchen die Abzeichen (Scheren und Abdominalfüße) des Weibchens zu erwerben, während das Weibchen höchstens auf ein Jugendstadium zurückkehrt. Wichtig ist wohl POTTS' Angabe, daß die Bildung von Eiern im Hoden «may occur while sperm production, though in diminished activity, is still proceeding in other parts of the testes»; der Hoden braucht also nicht zu degenerieren, um Eier bilden zu können. Es kann hier nicht von einer völligen Umstimmung des Geschlechts im Körper die Rede sein. Auch bei Inachus, die durch Sacculina infiziert wurde, kann nach SMITH eine Zwitterdrüse beim Männchen

gebildet werden: «In those (infected males) from which the sacculina was removed, and which regenerated their testes, the externally modified and slightly modified males showed a completely male gonad; the perfectly modified on the other hand, possess *gonads whith mature products of both kinds*». Ausdrücklich erwähnt POTTS Fälle, in denen die Umgestaltung der Körperanhänge *vor* den entsprechenden Umwandlungen in der Gonade auftrat.

Damit sind unseres Wissens die Bedingungen erschöpft, unter denen gynandromorphe Arthropoden erhalten wurden*):

1. Bastardierung von Arten und Varietäten (v. SIEBOLD, STANDFUSS, KASPARI, TOYMA u. a.)
2. Inzucht und Parthenogenese (BRAKE, GOLDSCHMIDT, PANTEL und DE SINÉTY).
3. Temperatueinwirkung (STANDFUSS, KOSMINSKY).
4. Parasitische Kastation (GIARD, PEREK, SMITH, POTTS u. a.)

Wir werden im Folgenden versuchen, diese Gynandromorphen zu klassifizieren.

* * *

Wir haben gesehen, daß die verschiedensten Ursachen Gynandromorphie hervorrufen können und müssen uns fragen, ob wir uns eine Vorstellung von der Art und Weise, wie solche Ursachen eingreifen, machen können. Bei der Bastardierung und bei der Inzucht geschieht die Entscheidung des definitiven Zustandes wohl bereits bei der Befruchtung, und man hat sich durch mannigfache theoretische Überlegungen von diesen Vorgängen ein Bild zu machen versucht, wie wir im folgenden Kapitel besprechen wollen. Viel weniger gut vorstellbar sind aber die Fälle, in denen die Umstimmung der Geschlechtscharaktere erst im Laufe der Entwicklung durch äußere Einwirkungen erfolgt, so bei der parasitischen Kastration und den Temperaturversuchen von STANDFUSS und KOSMINSKY; hierbei dürften Stoffwechselstörungen eine Rolle spielen, doch haben wir davon keine exakte Vorstellung. Bemerkenswert ist sicher die auch hier zu Tage tretende Erscheinung, daß die sichtbaren Eigenschaften des fertigen Tieres mit der Befruchtung, d. h. mit der Vereinigung der elterlichen Erbmassen, nicht ein für allemal festgelegt sind, sondern daß auch später noch eine Beeinflussung möglich ist. Das Auftreten der Gynandromorphie

*) Die Angabe WENKE's (S. 125), OUDEMANS hätte bei seinen Kastrationsversuchen Gynandromorphe erhalten, ist natürlich irrig und beruht auf einem Mißverständnis (vgl. OUDEMANS S. 73).

auf äußere Reize hin tritt also hier in interessante Beziehungen zum Problem der *epigamen Geschlechtsbestimmung.*

VI. Die Typen von Gynandromorphen und ihre Interpretation.

Ein allgemeiner Überblick über die im vorigen Abschnitt kurz zusammengestellten Fälle, zu denen noch die fast unübersehbare Anzahl der «akzidentellen» Gynandromorphen kommt, läßt uns zwei Typen unterscheiden, die sich anscheinend scharf voneinander trennen lassen: *asymmetrische* und *symmetrische* Gynandromorphen.

Der Körper der «asymmetrischen» Gynandromorphen oder Mosaikgynandromorphen (im engeren Sinne) besitzt, wie der Name andeutet, regelmäßig oder unregelmäßig verteilte, kleinere oder größere Regionen, deren jede die Abzeichnen nur eines Geschlechts völlig rein ausgebildet zeigt, sodaß der Eindruck entsteht, als sei das Tier aus Bruchstücken von zwei Individuen verschiedenen Geschlechts zusammengesetzt. Im einfachsten Fall ist das Tier durch eine mediane Trennungsebene in eine weibliche und eine männliche Hälfte geschieden und stellt dann einen sog. «Halbseitenzwitter» (oder «halbierten Zwitter») vor. Aber dieser Fall ist unseres Wissens einzig in dem Zwitter von Bombyx mori, den TOYAMA beschrieb, vollkommen verwirklicht; alle übrigen als Halbseitenzwitter beschriebenen Tiere (namentlich Schmetterlinge) sind gar nicht genau halbiert, kamen aber unter dieser Bezeichnung in die Literatur, weil die Flügel an dem aufgespannten Tier den Gesamteindruck fast völlig beherrschen. Prüfen wir jedoch die genaueren Angaben, die unter anderen MEISENHEIMER zusammengestellt hat, so ergeben sich überall Abweichungen. So ist die Spitze des Abdomens gewöhnlich nur eines Geschlechts, dementsprechend auch der Kopulationsapparat, weiterhin machen dann die Antennen von der Halbierung eine Ausnahme, indem sie nur einem Geschlecht angehören, es schließen sich Fälle an, in denen drei Flügel einem, der vierte dem anderen Geschlecht angehört und endlich solche, in denen die Zahl der Mosaikteile noch mehr zugenommen hat. Zu diesen letzteren zählen namentlich viele der EUGSTER'schen Zwitterbienen, auch gehören wohl die Phasmiden von PANTEL und DE SINÉTY hierher. *Als allgemeine Eigenschaft aller dieser Mosaikgynandromorphen muß es nun bezeichnet werden, daß sie die Gonaden und Ausführwege beider Geschlechter nebeneinander besitzen oder wenigstens besitzen können, daß also der innere Geschlechtsapparat in die Mosaikbildungen mit einbezogen ist.* Dies muß hervorgehoben werden, denn Mosaikbildungen am inneren Geschlechtsapparat

kommen bei der folgenden Gruppe von Gynandromorphen überhaupt nicht vor.

Die gemischten, intermediären oder symmetrischen Gynandromorphen sind dadurch charakterisiert, daß bei ihnen im Allgemeinen jedes Merkmal eine Zwischenstufe zwischen männlicher und weiblicher Ausbildung darstellt. Typisch kommt dies vor allem in den Antennen, Flügeln und Kopulationsapparaten der Gynandromorphen von Lymantria zum Ausdruck, die meist keine Spur von Mosaikbildung aufweisen. Ferner gehören hierher die «parasitisch kastrierten» Andrenen von PÉREZ und die infizierten Krabben von SMITH und POTTS. Endlich sind hierher zu rechnen die in den Temperaturexperimenten von STANDFUSS und KOSMINSKY erhaltenen gynandromorphen Weibchen. Doch nicht bei allen «gemischten» Gynandromorphen fehlen vollständig die Mosaikbildungen: die stark gynandromorphen Weibchen und alle gynandromorphen Männchen von Lymantria besitzen neben intermediär ausgebildeten Regionen auch wirkliche Mosaikstellen (namentlich auf den Flügeln). *Warum im einen Falle Mosaikbildung eintritt, während im anderen die widerstreitenden Tendenzen sich zu einer Mittelform vereinen, entzieht sich noch ganz unserer Kenntnis.* GOLDSCHMIDT glaubte feststellen zu können, daß «alle Charaktere, die quantitativer Natur sind, wie Länge oder Form, sich zu einem mittleren Zustand addieren, solche aber die qualitativ sind, wie Farbe und Struktur, sich entweder gegenseitig ausschließen oder ein Mosaik ergeben». Gegen diese Ansicht spricht aber ein Teil unserer Ergebnisse: wir haben gesehen, daß die Flügelfarbe sich bei schwach gynandromorphen Weibchen intermediär verhält, bei den stark gynandromorphen Weibchen und allen gynandromorphen Männchen aber Mosaikbildungen ergibt. Ist die Farbe ein qualitatives Merkmal, so dürfte der erstere Fall nicht eintreten, ist sie aber ein quantitativer Charakter, was für Lymantria wohl wahrscheinlicher ist, dann dürfte sie kein Mosaik bilden können. Wir haben ferner gesehen, daß die Fiederlänge der Antennen, die doch sicher quantitativer Natur ist, gelegentlich in Mosaikform auftritt (vgl. die von STANDFUSS 1898 und SCHULZ 1899 beschriebenen Fälle); dasselbe gilt für die Behaarung des Abdomens, die sowohl intermediär als mosaikartig erscheinen kann. Hier fehlt also vorläufig noch jede Erklärung. *In einer Hinsicht aber stimmen alle symmetrischen Gynandromorphen überein: sie besitzen niemals ein Nebeneinander von Keimdrüsen beiderlei Geschlechts,* wie es bei den asymmetrischen Gynandromorphen vorkommt. Die Geschlechtswege gehören stets nur dem einen Geschlecht an und die Keimdrüsen ihrem äußeren

Baue nach ebenfalls. Im übrigen sind aber ganz verschiedene Fälle möglich:

1. Das Männchen nimmt weibliche Merkmale an und entwickelt gelegentlich Eier im Hoden, während das Weibchen sich weder äußerlich noch innerlich den Eigenschaften des anderen Geschlechts nähert. Dieser Fall ist in den infizierten Krabben verwirklicht.

2. *Beide* Geschlechter tauschen bis zu einem gewissen Grade äußere Merkmale aus, ohne daß die Gonaden an der Veränderung teilnehmen, vielmehr atrophieren. (Infizierte Andrenen von PÉREZ).

3. Das Weibchen nimmt die männlichen sekundären Geschlechtscharaktere teilweise an, während seine Keimdrüsen Ovarien bleiben, das Männchen bleibt für gewöhnlich unverändert. Nähert es sich aber dem Weibchen (nur bei Lymantria bisher beschrieben), so kann es im Hoden Eier entwickeln, wodurch eine Zwitterdrüse entsteht. Dieser Fall trifft bei den gynandromorphen Schmetterlingen zu.

Ob nun diese beiden Typen von Gynandromorphen tatsächlich etwas dem Wesen nach Verschiedenes darstellen oder nicht, wollen wir zunächst nicht erörtern. Wir mußten die Trennung in zwei Kategorien vornehmen, weil die *Erklärungsversuche* ganz analog in zwei Gruppen zerfallen, denn ein Teil der Autoren hat vorwiegend die asymmetrischen, ein anderer Teil zunächst die symmetrischen Gynandromorphen der Interpretation zu Grunde gelegt. LANG gab bereits einen kurzen Überblick über die wichtigsten Erklärungsversuche, doch seien sie hier in etwas anderer Weise nochmals zusammengestellt.

Schon v. SIEBOLD versuchte eine Erklärung für die Entstehung der EUGSTER'schen Zwitterbienen, indem er annahm, daß hier im Gegensatz zu normalen Arbeiterbienen eine «unvollkommene Befruchtung» stattgefunden habe. Diese Hypothese ist ein Vorläufer der modernen Interpretationen von BOVERI (1902), MORGAN (1905) und LANG, die man als *«Chimärenhypothesen»* zusammenfassen kann. Alle drei Autoren machen nämlich wie v. SIEBOLD die Annahme einer *Befruchtungsanomalie,* wenn auch jeder in etwas anderer Weise. Nach BOVERI besteht die Störung in vorzeitiger Teilung des Eikerns und Befruchtung nur eines der entstandenen Furchungskerne, nach MORGAN könnte der befruchtete Eikern den einen, der Kern eines zweiten mit eingedrungenen Spermiums den anderen Furchungskern geliefert haben; in beiden Fällen besitzt

die eine Blastomere einen diploiden, die andere einen haploiden Kern. LANG endlich denkt an die Möglickeit einer vorzeitigen Teilung des Eikerns und Befruchtung *beider* Kerne des Zweizellenstadiums, wobei die beiden Spermien verschieden determiniert sein müssen.

Alle diese Hypothesen rechnen demnach mit der Entstehung von Unterschieden im Chromosomenbestand der ersten beiden Furchungskerne, und immer werden die männlichen Teile des Gynandromorphen von dem einen, die weiblichen von dem anderen Furchungskern geliefert («Chimären»). Es ist selbstverständlich, daß man sich einfache Fälle, wie den TOYAMA'schen, sehr wohl auf diese Weise entstanden denken kann, wenn man weiterhin voraussetzt, daß die erste Furchungsebene der medianen Sagittalebene des fertigen Tieres entspricht. Viel weniger brauchbar sind die Chimärenhypothesen aber, wenn man sie zur Erklärung feiner Mosaikbildungen heranziehen will. Beim Aufbau solcher Gynandromorphen müßte eine größere Anzahl von Kernen mit verschiedener Geschlechtstendenz zur Verwendung gekommen sein, und diese verschieden konstituierten Kerne müßten sich *regellos* an der Blastodermbildung beteiligt haben. Nun scheint ja in der Tat in der häufigen Polyspermie und der superfiziellen Furchung bei Arthropoden die Möglichkeit einer Durchmischung ungleich zusammengesetzter Kerne gegeben sein. Allein viele Beobachtungen über die Genese der ersten Furchungskerne im Insektenei weisen doch deutlich darauf hin, daß diese *keineswegs* regellos, sondern nach ihrem genetischen Zusammenhang geordnet an der Eioberfläche verteilt werden, obgleich von eigentlichen Furchungsebenen nicht gesprochen werden kann. Aus diesem Grunde müssen wir die Chimärenhypothesen zum mindesten für die Erklärung der feineren Mosaikbildungen ablehnen; ob sie für die Interpretation der groben Mosaikbildungen ausreichen, ist übrigens ebenfalls fraglich. (Man vergleiche die ausführliche Darlegung bei LANG).

Wesentlich andere Überlegungen liegen den Erklärungsversuchen DE MEIJERE's und GOLDSCHMIDT's und der zweiten Interpretation LANG's zu Grunde. Diese drei Deutungsweisen sind sich ziemlich ähnlich. Sie fassen mehr oder weniger vorzugsweise auch die symmetrischen Gynandromorphen ins Auge und gehen von der Annahme aus, daß in jedem Geschlecht die Anlagen für die (primären und sekundären) Geschlechtscharaktere beider Geschlechter vorhanden sein müssen. Genauer betrachtet nimmt sich DE MEIJERE's Ansicht eigentlich wie eine Vorstufe zu der GOLDSCHMIDT's aus, (nämlich ohne dessen zytologische Überlegungen

und exakte mendelistische Fassung), während LANG seine Interpretation an diese unter Beibehaltung der Terminologie anschließt.

DE MEIJERE stellt sich vor, daß jedes Individuum den gesamten Anlagekomplex für die beiden Geschlechter enthält, daß aber «normalerweise der eine Komplex in toto latent» bleibt und nur der andere sich entfaltet. Durch irgend eine Störung kann dann früher oder später auch der bisher latente Komplex in die Erscheinung treten, wodurch ein gynandromorphes Tier entsteht. «Die symmetrische Verteilung möchte ich darauf zurückführen, daß hier die Aktivierung des anderen Geschlechts verhältnismäßig spät auftritt, wenn schon alle Teile ihre definitive Lage bekommen haben; manche Teile mögen dann für die Umwandlung zu alt geworden sein, andere nicht, aber dann ist auch beiderseits die Umwandlung möglich und findet auch statt. Dagegen wäre der andere extreme Fall, nämlich derjenige der halbierten Gynandromorphen, vielleicht darauf zurückzuführen, daß hier die Entscheidung des definitiven Zustandes ganz am Anfang der Embryonalentwicklung, so vielleicht bei der ersten Furchungsteilung, stattgefunden hat».

GOLDSCHMIDT's auf den ersten Blick komplizierte Deutungsweise kommt durch Verknüpfung der Idee der zwittrigen Anlage beider Geschlechter mit den mendelistischen Vorstellungen von der Geschlechtsvererbung und deren chromosomaler Interpretation zustande. Die Faktoren A für die sekundären Geschlechtscharaktere des Männchens und G für die des Weibchens müssen in beiden Geschlechtern vorhanden sein; unter der Voraussetzung, daß das Weibchen digamet, das Männchen homogamet ist, kommt GOLDSCHMIDT für die sekundären Geschlechtscharaktere zu den Formeln: GGAa für das Weibchen, GGAA für das Männchen, (wobei a das Fehlen von A bedeutet). Normalerweise ist einerseits A über G und andrerseits GG über A «epistatisch». Bei den Gynandromorphen jedoch sind die epistatischen Verhältnisse derart verschoben, daß bei den gynandromorphen Weibchen A über GG, bei den gynandromorphen Männchen GG über AA überwiegt. Hierbei ist also die Annahme gemacht, daß ein mendelnder Faktor nicht nur durch *Anwesenheit* oder *Fehlen* (Bateson) wirkt, sondern daß ihm je nach der Rasse des Trägers oder dessen physiologischem Zustand (Inzuchtschädigung!) eine verschiedene Durchschlagskraft oder *Potenz* zukommt. DE MEIJERE's Ansicht von der «Aktivierung» des bisher latenten anderen Geschlechts ist ja im Grunde nichts anderes als GOLDSCHMIDT's Annahme, daß ein bisher hypostatischer Faktor epistatisch werden kann. Jedoch gestattet die Analyse des Falles von Lymantria dispar × japonica Schlüsse auf die *gesetzmäßige*

Potenzverschiebung der Faktoren G und A, eine Verschiebung, die derart erfolgt, daß bei bestimmten Kreuzungen ein bestimmter Prozentsatz von Tieren gynandromorph werden muß.

Die aus der Analyse eines Einzelfalles gewonnene Formel GOLDSCHMIDT's verwendet LANG für seinen zweiten Erklärungsversuch. Doch nimmt er nicht Potenzverschiedenheiten als Entstehungsursache der Gynandromorphie an, sondern er stellt sich vor, daß während der Entwicklung in einer oder mehreren somatischen Zellen oder auch Keimzellen ein *Faktorenausfall* stattfindet: «somatische Mutation». Wenn die Geschlechtsfaktoren für das Weibchen (MA) (MA) (FG) (FG) sind, so würde eine Zelle und deren Abkömmlinge nach Ausfall eines (FG) die Formel (MA) (MA) (FG) (fg) bekommen, d. h. männlich werden. Geschieht dieser Ausfall auf dem Zweizellenstadium in der einen Zelle, so entsteht ein Halbseitenzwitter; je später die Mutation auftritt, desto enger begrenzt wird der eingesprengte Mosaikfleck. Diese LANG'sche Hypothese hat bei der Erklärung feinerer Mosaikbildungen mit einer großen Schwierigkeit zu kämpfen: sie muß hier eine große Anzahl einzelner Mutationen, eine Mutationsepidemie unter den Zellen des Organismus voraussetzen. LANG gibt denn auch selbst ohne weiteres zu, «daß die Annahme des Auftretens so zahlreicher Zellenmutationen in der «Zellenpopulation» eines weit vorgerückten Entwicklungsstadiums recht mißlich ist und auf ganz unsicherem Boden steht».

Auch GROSS hat eine besondere Ansicht über die Entstehung der Gynandromorphie geäußert, die der Vollständigkeit halber ebenfalls wiedergegeben sei. Bekanntlich setzt GROSS das unpaare Heterochromosom des digametischen Geschlechts der Summe der beiden Heterochromosomen des homogametischen homolog, indem er das erstere für ein verschmolzenes, «inaktiviertes», Chromosomenpaar erklärt. Auf Grund dieser Auffassung argumentiert er: «Sind die Chromosomen, wie wir nicht ohne Berechtigung annehmen dürfen, Träger von Determinanten bestimmter erblicher Merkmale, so muß die Inaktivierung eines Chromosomenpaares das Fehlen gewisser Eigenschaften zur Folge haben .... (es) könnten die akzessorischen Chromosomen die Determinanten für die sekundären Sexualcharaktere der Weibchen enthalten, während jene der männlichen in einem anderen Chromosomenpaar lokalisiert sein könnten. Die Inaktivierung der akzessorischen Chromosomen würde dann das Ausfallen der weiblichen und die ungehinderte Entfaltung der männlichen Charaktere des Somas bewirken. Für eine solche Ansicht ließe sich mancherlei anführen. Zum Beispiel

ließe sich auf diese Weise die Gynandromorphie sehr einfach erklären. Man braucht einfach anzunehmen, daß die akzessorischen Chromosomen, deren Verhalten ja eine beträchtliche Variabilität erkennen läßt, abnormerweise auch in gewissen Zellengruppen eines weiblichen Organismus ihre Aktivität eingebüßt haben, sodaß an Stelle der zu erwartenden weiblichen Merkmale männliche entwickelt werden. Läßt man diese Erklärung gelten, so wird es auch verständlich, warum Gynandromorphie so häufig gerade bei Bastardierung auftritt, also unter abnormen Verhältnissen, die leicht auch ein abnormes Verhalten der Chromosomen nach sich ziehen könnten». Die Annahme einer Funktionsstörung der Heterochromosomen (besonders nach Bastardierung) hat sicherlich etwas Bestechendes; doch würden zur Erklärung eines komplizierteren Falles, wie es der der Lymantria dispar × japonica ist, neue Hilfsannahmen nötig. Es bleibt etwa, um nur ein Beispiel zu nennen, zu erklären, warum die beiden möglichen Kreuzungen ein so grundverschiedenes Resultat ergeben, warum im einen Falle alle, im anderen überhaupt keine Weibchen gynandromorph werden u. s. w.

Überblicken wir die besprochenen Erklärungsversuche, so zeigt sich, daß die Chimärenhypothesen vorzugsweise für die Interpretation gröberer Mosaikbildungen in Betracht kommen, daß sie aber für die Erklärung der symmetrischen Gynandromorphie schwerlich Verwendung finden können. Die übrigen Hypothesen, insbesondere die GOLDSCHMIDT's, haben den Vorzug, daß sie auch symmetrische Bildungen zu erklären vermögen. Dieser Vorteil darf nicht unterschätzt werden, denn es sind Anzeichen vorhanden, daß die beiden Kategorien von Gynandromorphen nichts prinzipiell Verschiedenes darstellen. Wir haben ja oben Fälle angeführt, in denen beide Sorten in derselben Kultur entstanden, also wohl auch durch dieselbe Ursache erzeugt wurden. Daß ohne ersichtliche Ursache intermediäre und Mosaikbildungen abwechseln können, haben wir bei der Untersuchung der Lymantria-Gynandromorphen erkennen müssen. Was diesen Wechsel bedingt, wird sich erst dann zeigen, wenn wir tiefer in das Wesen der Wirkungsweise der Erbfaktoren eingedrungen sind.

Literatur.

1902. Th. Boveri, Über mehrpolige Mitosen als Mittel zur Analyse des Zellkerns. Verhandl. phys.-med. Gesellsch. Würzburg. NF. Bd. 35.

1907. B. Brake, Resultate der Kreuzung zwischen Lymantria japonica Motsch und Lymantria dispar. L.
Entomologische Zeitschrift. (Guben). 20. Jahrgang.

1908. B. Brake, Zuchtergebnis von Lym. hybr. u. s. w.
Ebenda. 22. Jahrgang.

1909. B. Brake, Drittes Zuchtergebnis von Lym. hybr. u. s. w.
Ebenda. 23. Jahrgang.

1910. B. Brake, Fortsetzung der Hybridenzucht von Lym. u. s. w.
Ebenda. 24. Jahrgang.

1911. B. Brake und C. Frings, Einige weitere Ergebnisse der Brake'schen Lymantria dispar L.-Zuchten.
Ebenda. 25. Jahrgang.

1895. W. Caspari II., Einiges über Hermaphroditen bei Schmetterlingen.
Jahrb. Nassau. Vereins für Naturkunde. Bd. 48.

1905. H. Federley, Lepidopterologische Temperaturexperimente.
Festschrift f. Palmén Nr. 16. Helsingfors.

(C. Frings zit. nach Schultz.)

1912. R. Goldschmidt, Erblichkeitsstudien an Schmetterlingen. I.
Zeitschrift ind. Abstamm.- und Vererbungslehre. Bd. 7.

1912. J. Gross, Heterochromosomen und Geschlechtsbestimmung bei Insekten.
Zool. Jahrb. Abt. Allg. Zool. u. Physiol. Bd. 32.

1911. St. Kopec, Über den feineren Bau einer Zwitterdrüse von Lymantria dispar.
Zool. Anz. Bd. 37.

1909. P. Kosminsky, Einwirkung äußerer Einflüsse auf Schmetterlinge.
Zool. Jahrb. Abt. Syst., Geogr. u. Biol. Bd. 27.

1911. P. Kosminsky, Weitere Untersuchungen über die Einwirkung äußerer Einflüsse auf Schmetterlinge.
Zool. Jahrb. Abt. Allg. Zool. u. Physiol. Bd. 30.

1912. A. Lang, Vererbungswissenschaftliche Miszellen. I. Erklärungsversuche des Gynandromorphismus.
Zeitschr. ind. Abst. u. Vererbungslehre. Bd. 8.

1911. J. C. H. DE MEIJERE, Über getrennte Vererbung der Geschlechter.
Arch. Rass.- u. Gesellsch.-Biologie. Bd. 8.

1909. J. MEISENHEIMER, Experimentelle Studien zur Soma- und Geschlechtsdifferenzierung. I. Jena.

1905. T. H. MORGAN, An alternative Interpretation of the Origin of Gynandromorphous Insects.
Science. N. S. Bd. 21.

1907. T. H. MORGAN, The Cause of Gynandromorphism in Insects.
Amer. Naturalist. Bd. 41.

1909. T. H. MORGAN, Hybridology and Gynandromorphism.
Ebenda. Bd. 43.

1899. J. TH. OUDEMANS, Falter aus kastrierten Raupen.
Zool. Jahrb. Abt. Syst. Bd. 12.

1908. J. PANTEL und R. DE SINÉTY, Sur l'apparition de mâles et d'hermaphrodites dans les pontes parthénogénétiques des Phasmes.
C. R. Séanc. Acad. Science. Paris. Bd. 147.

1886. J. PÉREZ, Des effets du parasitisme des Stylops sur les apiaires du genre Andrena.
Act. Soc. Linn. Bordeaux. Bd. 40.

1906. F. A. POTTS, The modification of the sexual Characters of the hermit crab caused by the parasite Peltogaster.
Quart. Journ. Micr. Science. N. S. Bd. 50.

1908/9. W. ROEPKE, Ergebnisse anatomischer Untersuchungen an Standfuß'schen Lepidopteren-Bastarden.
Jenaische Zeitschr. Natw. Bd. 44.

1899. O. SCHENK, Die antennalen Hautsinnesorgane einiger Lepidopteren und Hymenopteren mit besonderer Berücksichtigung der sexuellen Unterschiede.
Zool. Jahrb. Abt. Anat. Bd. 17.

1899. O. SCHULZ, Über Scheinzwitter von Ocneria dispar.
Ill. Zeitschrift f. Entomologie. Bd. 4.

1864. C. TH. V. SIEBOLD, Über Zwitterbienen.
Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 14.

1906. G. SMITH, Rhizocephala.
Fauna und Flora des Golfes v. Neapel. 29. Mongr.

1886. M. STANDFUSS, Lepidopterologisches.
Stett. entom. Zeitg. 47. Jahrg.

1898. M. STANDFUSS, Experimentelle zoologische Studien mit Lepidopteren.
Neue Denkschr. allg. Schweiz. Gesellsch. ges. Natw. Bd. 36.

1912. O. STECHE, Die «sekundären» Geschlechtscharaktere der Insekten und das Problem der Vererbung des Geschlechts.
Zeitschr. ind. Abst.- und Vererbungslehre. Bd. 8.

1891. H. TETENS, Resultate der anatomischen Untersuchung eines lateralen Zwitters von Smerinthus populi.
Berl. entom. Zeitschr. Bd. 36.

1906. K. TOYAMA, Studies on the Hybridology of Insects. I.
Bull. Coll. Agr. Tokyo, Imp. Univers. Bd. 7.

1896. E. VERSON und E. BISSON, Die postembryonale Entwicklung der Ausführungsgänge und der Nebendrüsen beim weiblichen Geschlechtsapparat von Bombyx mori.
Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 61.

1906. K. WENKE, Anatomie eines Argynnis paphia-Zwitters, nebst vergleichend-anatomischen Betrachtungen über den Hermaphroditismus bei Lepidopteren.
Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 84.

(M. WISKOTT, zit. nach SCHULTZ und STANDFUSS 1898.)

Lebenslauf.

Am 24. Mai 1891 wurde ich als Sohn des Fabrikanten Hartwig Poppelbaum und seiner Ehefrau Emma, geb. Schneider, zu Frankfurt a. M. geboren. Ich besuchte von 1897 in meiner Vaterstadt die Vorschule und das Realgymnasium Musterschule, das ich Ostern 1909 mit dem Zeugnis der Reife verließ. Ich studierte zwei Semester an der Universität Freiburg i. Br. Mathematik und Naturwissenschaften und kam Ostern 1910 nach München. Hier besuchte ich die Vorlesungen und Praktika der folgenden Herren Professoren und Privatdozenten: v. Baeyer, v. Goebel, v. Hertwig, Goldschmidt, Maas, Doflein, Grätz, Buchner, v. Frisch, Renner.

Die vorliegende Arbeit wurde März 1912 begonnen und im Sommer 1913 abgeschlossen.

Druck von
Benjamin Krebs Nachfolger
Frankfurt am Main

Zu der hier vorliegenden Arbeit wurde die Katalog-Antiqua der
Schriftgießerei Benjamin Krebs Nachfolger
Frankfurt a. M. verwandt.